DOI:10.11931/guihaia.gxzw201903050

2 种藓在超低温胁迫与恢复生长状态下叶肉细胞的超微结构

胡翠翠，赵峻岗，王虹*，路雄

（新疆大学生命科学与技术学院，乌鲁木齐 8300462）

摘要：研究一号冰川下不同基质两种藓类植物水中土生的金黄银藓（*Anomobryum auratum*）和岩面土生的刺叶墙藓（*Tortula desertorum*）在常温，超低温胁迫和经胁迫后的恢复状态的超微结构对比，探讨高寒冰缘区的藓类植物在超微水平的抗寒机制。用超声波仪超声清洗后，分成-80℃超低温胁迫，室温恢复培养以及常温三组，通过戊二醛、磷酸缓冲液、锇酸、乙醇、丙酮等试剂的处理制作超薄切片，染色后进行超微结构的观察分析。室温下藓类植物叶肉细胞结构完整、清晰。−80 ℃超低温胁迫处理后叶肉细胞的超微结构的变化为两种藓类植物叶肉细胞大多数未出现质壁分离，但会出现质壁结构模糊，细胞质收缩；细胞器遭到破坏甚至解体；淀粉粒、脂滴和液泡数量大大增加。在室温恢复过程中，线粒体数量增加，各个细胞器结构比超低温胁迫状态下完整性增加。根据该文的亚显微结构的分析推测这些变化是为了适应细胞迅速恢复生理功能，-80℃超低温胁迫没有完全使藓类植物丧失生理功能，还可以进行恢复。岩面土生刺叶蔷藓的叶细胞胞壁厚度 1 100~1 300 nm 大于水中土生金黄银藓的叶细胞胞壁厚度 200~700 nm，刺叶墙藓叶细胞胞壁比金黄银藓更厚，分析推断刺叶墙藓细胞器的抗胁迫能力也更强。说明一号冰川的这两种藓类植物抗寒能力极强，它们独特的抗寒机制不仅与超微结构下植物淀粉粒、细胞器的结构和功能完整有关，还与其生境有关。

关键词：冰川，超低温胁迫，恢复生长，藓类，超微结构

中图分类号：Q944　　　　**文献标识码：A**

Ultrastructure of mesophyll cells of two species of alfalfa under ultra-low temperature stress and restored growth

HU Cuicui, ZHAO Jungang, WANG Hong*, LU Xiong

(*College of Life Science and Technology*, *Xinjiang University*, Urumqi 830062)

Abstract: To study the natural silver carp(*Anomobryum auratum*)and the rocky spurs of(*Tortula desertorum*).In the two species of mites under different glaciers at room temperature, ultra-low temperature stress. Compared with the ultrastructural state of the recovered state after stress, the mechanism of cold resistance of the mosses in the alpine ice margin was observed at the ultra-low level.After ultrasonic cleaning with ultrasonic analyzer, it was divided into -80 ℃ ultra-low temperature stress, room temperature recovery culture and normal temperature three groups, and ultra-thin sections were prepared by treatment with glutaraldehyde, phosphate buffer, citric acid, ethanol, acetone and other reagents. Observe and analyze the ultrastructure.The cell structure of the melons of the mosses was intact and clear at room temperature. The ultrastructural changes of

基金项目：国家自然科学基金（41461010）；新疆大学 2018，2019 年大学生实训项目[Supported by the National Natural Science Foundation of China（41461010）；Xinjiang University Student Training Program in 2018, 2019]。

作者简介：胡翠翠（1996-），女，甘肃天水人，主要从事生物学研究，（E-mail）13565406174@ 163.com。

***通信作者：**王虹，正高级实验师，主要从事植物形态、分类学及细胞发育解剖学研究，（E-mail）wanghong211@ 163.com。

mesophyll cells after treatment at -80 ℃ under ultra-low temperature stress were as follows: most of the mesophyll cells of the two mosses did not have plasmolysis, but the structure of the wall was blurred, the cytoplasm contracted; the organelles were destroyed or even disintegrated; The number of starch granules, lipid droplets and vacuoles is greatly increased. During the recovery at room temperature, the number of mitochondria increased, and the integrity of each organelle structure increased under conditions of ultra-low temperature stress.According to the analysis of the submicroscopic structure of this paper, these changes are presumed to adapt to the rapid recovery of physiological functions of cells. The ultra-low temperature stress at -80 ℃ does not completely lose the physiological function of the mosses, and can also be restored. The cell wall thickness of the leaf cells of the rocky surface of the rock face is 1 100~1 300 nm. The cell wall thickness of the leafy golden silver carp in the water is 200~700 nm. The cell wall of the thorn leaf wall is thicker than the golden carp. It is inferred that the resistance to stress of the thorn wall organelle is also stronger. These two species of mites have strong cold resistance, and their unique cold-resistance mechanism is not only related to the structure and function of plant starch granules and organelles under ultrastructure, but also related to their habitat.

Key words: glacier, ultra-low temperature stress, growth restore, moss, submicroscopic structure

新疆天山一号冰川高寒冰缘区气候恶劣，寒冷多风，水分不易存留，其干旱指数是 1.25，相对湿度为 60%~70%，植被类群比较单一，属于永久性冰缘带边缘（安黎哲等，2000）而金黄银藓（*Anom obryum auratum*）和刺叶墙藓（*Tortula desertorum*）是这里典型的高山冻原植被带中的优势类群。相关科研人员之前对新疆一些旱生藓类植物及一号冰川地区的苔藓植物的结构做了解剖学研究（王虹等，2000, 2008, 2014, 2016, 2017, 2017a, b；曾健等，2015；陈秋艳等，2016），指出在极端环境下生长的藓类植物结构特点，特别是同科、同属的相近而又有差异的形态特征，具有潜在的分类学及生态学意义。

一直以来，研究植物遭受逆境时的超微结构的变化多见于被子植物（颜季琼，1999；Thomson & Moeller, 1983）。何涛等（2005）对青藏高原东北部达坂山的 5 种高原植物叶绿体淀粉粒的超微结构进行研究，发现叶肉细胞叶绿体中都有大量的淀粉粒，高山植物叶绿体中淀粉粒的这种变化是对逆境的一种适应，是青藏高原特殊生态条件长期胁迫的结果。闻志彬等（2016）指出植物在轻度干旱胁迫时，细胞内的细胞器有轻微的损伤，重度胁迫时细胞中的叶绿体结构混乱、线粒体降解，而不同的组织间及同一组织间不同的组织细胞的细胞器对干旱胁迫的反应是有差异的。研究表示在衰老，病变，严重胁迫下叶绿体的结构会出现不同程度的破坏（Wilttenbaeh et al.，1980；Crawford & Wildens，1996；Cheeseman，1988；Asada，1999）。近些年来对藓类植物进行逆境胁迫时超微结构的研究多为盐胁迫，刘卫国等（2016）研究了古尔班通古特沙漠中的皮优势种齿肋赤藓在不同浓度 NaCl 胁迫下的超微结构，观察到在低浓度时和未胁迫时没有明显的变化，在中浓度（200、300 mmol • L^{-1}）时叶肉细胞开始发生质壁分离、大液泡破裂、叶绿体变形，出现脂质球，在高浓度（400、500 mmol • L^{-1}）时质壁分离加剧、叶绿体片层结构消失、解体、叶肉细胞死亡，从而得出叶绿体膜结构的损伤与盐胁迫下叶肉细胞的死亡有密切的关系的结论。Wannson（1976）对苔藓植物的脂质成分做了分析，发现在电镜下观察，其配子托呈现许多胞质中的锇积累物，甘油三酯含量高时胞质脂滴数量庞大，含量低的时候，其数量则少。Thomson & Moeller（1983）研究了酸雨对苔藓植物超微结构的影响等。魏美丽和张元明(2009)研究了生物结皮中齿肋赤藓叶片细胞显微与亚显微结构特征。Michele & Cauley（1992）研究冰冻胁迫下葫芦藓的亚显微结构，如细胞膜的完整情况、基质的状态、细胞器的形态变化对植物的持水能力、抗旱能力等有重要意义。通过观察并比较一号冰川地区 2 种不同生境的藓类植物叶片的超微显微

结构，探讨藓类植物的抗寒机制，以期为高寒地区植物抗旱御寒机制的研究提供参考依据。

1 材料和方法

实验材料金黄银藓(*Anomobryum auratum*)，水中土生，海拔 3 553 m，凭证标本号：20160823017；刺叶墙藓(*Tortula desertorum*)，岩面土生，海拔 3 563 m，凭证标本号：20160823018，均于 2016 年 8 月采自新疆天山一号冰川东支退缩地的山前沼泽地，凭证标本存放在新疆大学生命科学与技术学院植物标本馆（XJU）。取绿色部分到干净的青霉素瓶，加入少许蒸馏水，等叶片舒展开来便抽气至沉在水中，并用超声波仪（型号：KQ-250DE）清洗两次。

每种植物分别取 60 株以上的实验材料，用 KQ-250DE 型数控超声波清洗仪清洗后，先进行－80℃超低温胁迫 24h，再分出一半实验材料放在室温（20℃左右）进行恢复培养 24h。分别选取常温、胁迫和恢复培养的植株中上部叶片放入 EP 管，用戊二醛溶液(3.00％的戊二醛，0.2 mol • L^{-1} 的 Na_2HP0_4，0.2 mo • L^{-1} 的 Na H_2P0_4，PH 7．4)固定，PH7.4 的磷酸缓冲液冲洗，锇酸固定，磷酸缓冲液冲洗，乙醇脱水，丙酮系列置换，丙酮与包埋剂（Epon:DDSA:MNA:DMP-30=13：9：7：0.4）系列浸透，再用环氧树脂 812 包埋，然后放于温箱中聚合，在 LEICA EM UC7 切片机上进行超薄切片，厚度保持在 110~120 nm 之间，之后用醋酸铀和柠檬酸铅染色，在 JEOI：1230 透射电子显微镜下观察和照相。

2 亚显微结构分析

2.1 金黄银藓 *Anomobryum auratum*

金黄银藓叶细胞在常温时，细胞质膜清晰，叶细胞胞壁厚度 1 100~1 300 nm，相邻的细胞壁之间胞间连丝较弱，细胞内壁呈波浪状凹凸不均；细胞质收缩，细胞质中有稀少脂滴存在，叶绿体在细胞中央，圆形，较大，2 个左右，有些叶绿体中有一些嗜锇颗粒或基粒，淀粉粒基本观察不到；基粒间膜系统较清晰，叶绿体基质片层多集中在中部、叠跺度很低；细胞核体积大仅次于叶绿体，核质均匀，有较小的核仁，但是色泽稍深；叶绿体和核附近有线粒体；细胞内液泡面积大，其中有一个形状不规则的大液泡，细胞质中还分散着许多的大小不一的小液泡（图版 I：A, B）。

在-80 摄氏度的超低温胁迫下细胞膜不光滑界限不明显，但是未出现质壁分离现象；叶绿体不规则收缩，叶绿体内基质片层解体，转化成多个淀粉粒，形成碳水化合物储存形式，叶绿体其中留存基粒聚集成的质体球；观察的图片中未发现细胞核；其他的细胞器遭到了不同程度的破坏甚至解体，线粒体膜破坏，脊的形态模糊不清，甚至整个线粒体脊断裂，破损解体；中央大液泡缩减甚至消失，液泡壁界限模糊（图版 I：C, D）。

恢复培养后，从图片中观察到细胞质中各细胞器也都在开始恢复,如重新出现的叶绿体，可以清楚的看到叶绿体的基质片层以及初步形成的质体球或类似质体球的颗粒，较大的质体球状的颗粒进一步扩大；线粒体的数量极大增多，已能够观察到清晰的脊，液泡的体积也逐渐加大（图版 I：E, F）。

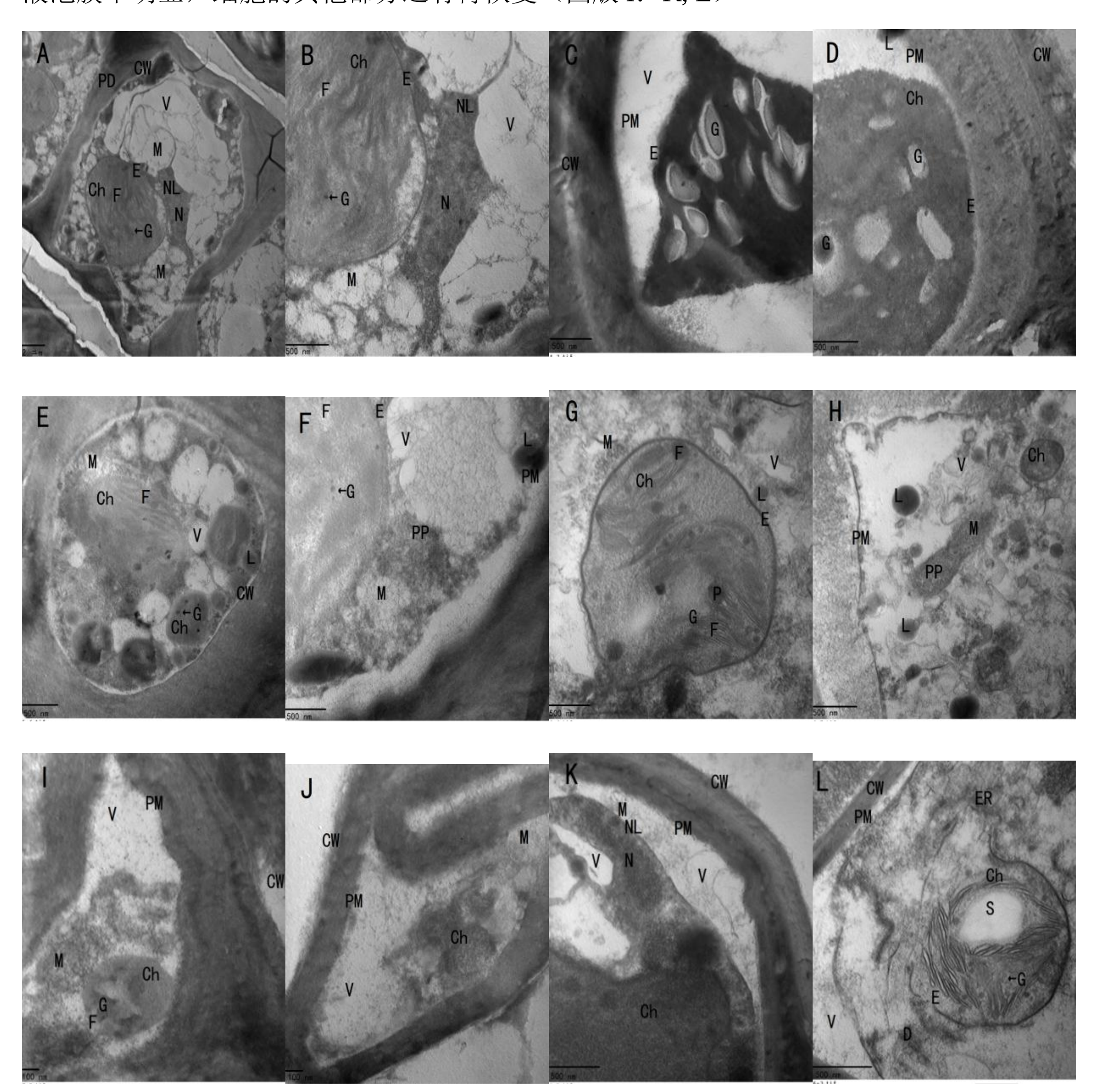
2.2 刺叶墙藓 *Tortula desertorum*

细胞腔小，不规则，出现空泡；叶细胞胞壁厚度 200~700 nm，;细胞质膜清晰，细胞中整个细胞质中分布着大大小小的球状脂滴、一些空泡、内质网和前质体；叶绿体大，在细胞中央呈近圆形，叶绿体被清晰的膜，其中的基质片层数量较多，还有嗜锇颗粒、空泡和体积较大的质体球，基粒间膜系统清晰，部分基粒间膜的沟稍显膨胀，使其外貌与层次更易辨别，基质片层分散分布疏密不均，叠跺度较低；细胞质中分布着清晰的线粒体，并且可以观察到

较清晰的脊；观察区域里没有发现中央大液泡，不规则小液泡较多，有部分潴泡（图版 I：G, H）。

在-80 摄氏度的超低温胁迫下未质壁分离的现象，可以观察到极厚的细胞壁保卫在细胞膜四周，细胞内壁部分呈波浪状;细胞质极大收缩;叶绿体中的基质片层基本解体，形状已经无法辨认，但是可以看到一些脂滴出现；可以模糊的看到一些线粒体;由于各种生物膜系统遭到破坏，使细胞内充满许多模糊的囊状小泡，细胞器残体充斥在细胞质中。液泡变成弥散状（图版 I：I, J）

恢复培养后的质壁没有分离，细胞壁波浪状弧度大大减小；细胞质中还可以看到大小不一的脂滴；但是叶绿体开始恢复，从图片中观察到出现了非常清楚的基质片层，内囊体膨大，整个叶绿体开始重新组建，质球体状的颗粒也重新出现；可以看到模糊的内质网和线粒体；液泡膜不明显，细胞的其他部分还有待恢复（图版 I：K, L）



注：1-2. 金黄银藓正常 ×4 430，×11 000；3-4. 金黄银藓-80 ℃超低温胁迫 ×4 430，×13 800；5-6. 金黄银藓恢复×9 420，×13 800，7-8. 刺叶墙藓正常×13 800，×19 400；9-10. 刺叶墙藓-80 ℃超低温胁迫 ×27 700，×13 800；11-12. 刺叶墙藓恢复 ×19 400，×16 600. **PM**. 细胞膜；**CW**. 细胞壁；**PD**. 胞间连丝；**M**. 线粒体；**Ch**. 叶绿体；**E**. 叶绿体被膜；**G**. 基粒；**G**. 淀粉粒；**L**. 脂滴；**P**. 质体球；**F**. 基粒间膜系统；**ER**. 内质网；**V**. 液泡；**t**. 液泡膜；**PP**. 前质体；**N**. 细胞核；**NE**. 核被膜。

Note: 1-2. *Anomobryum auratum* normal ×4 430, ×11 000; 3-4. *Anomobryum auratum* -80 ℃ ultra-low

temperature stress ×4 430, ×13 800; 5-6. *Anomobryum auratum* Restore ×9 420, ×13 800; 7-8. *Tortula desertorum* normal×13 800, ×19 400; 9-10. *Tortula desertorum* -80 ℃ ultra-low temperature stress ×27 700, ×13 800; 11-12. *Tortula desertorum* restore ×19 400, ×16 600. **PM**. Cell membrane；**CW**. Cell wall；**PD**. Intercellular filament；**M**. Mitochondria；**Ch**. Chloroplast；**E**. Chloroplast envelope；**G**. Base particle；**G**. Starch granule；**L**. Lipid droplet；**P**. Plasmin；**F**. Intergranular membrane system；**ER**. Endoplasmic network；**V**. Bubble；**t**. Tonoplast；**PP**. Protoplast；**N**. Nucleus；**NE**. Nuclear envelope.

图版Ⅰ 2 种藓类植物叶横切亚显微结构图

图版Ⅰ Leaf cross-cutting micrograph pictures about two species of mosses

3 讨论

3.1 胞壁加厚和质壁分离

本研究中观察到 2 种藓类叶细胞的胞壁均加厚，细胞质膜也比较厚，岩面土生刺叶蔷藓的叶细胞胞壁厚度 1 100~1 300 nm 大于水中土生金黄银藓的叶细胞胞壁厚度 200~700 nm，岩面土生的刺叶墙藓叶细胞胞壁稍厚；2 种藓类植物的在-80 ℃的超低温胁迫下，其大部分叶片细胞中未出现质壁分离现象，只有很少的叶片细胞中出现轻微的质壁分离现象，质膜变得不清晰，细胞质不同程度的收缩。颜季琼（1999）的研究认为植物受伤是细胞产生的水解酶会降解细胞壁的组分，从而激活防御机制修复损伤，细胞壁加厚可以减小水分的蒸发量，同时初生壁表面的蜡质等一些附属物也有防止水分流失的作用，我们推断这 2 种藓类植物叶片细胞壁加厚程度不仅与藓类植物的种类有关，而且也和植物抵抗恶劣寒冷环境的能力有关，细胞壁加厚程度越高则抵御严寒、干旱等极端环境的能力就越强，这也与方强恩等（2015）研究苜蓿越冬时其叶细胞的情况类似，他指出，初冬期苜蓿根颈芽细胞壁较前一时期显著增厚，低温锻炼下植物细胞壁之所以会发生次生加厚和木质化，是因为低温锻炼期质膜会频频出现外吐现象，细胞通过质膜的外吐作用将细胞质小泡（包括小液泡）中包含的大分子物质释放到质膜外，参与细胞壁的构建，以增加细胞壁的坚固性。这一适应性变化可以防止植物细胞因冰冻失水而造成机械性损害。正常条件下，两种藓类植物都没有出现质壁分离，因此推测未发生质壁分离是植物细胞可以恢复的基本条件之一，细胞在胁迫的条件下出现质壁分离现象可能代表细胞的死亡，无法再进行恢复，因此，这 2 种藓类植物经过超低温胁迫后的恢复培养下，叶片细胞中细胞器功能的恢复和物质转化还是可以正常进行，说明其能够抵御-80 ℃的超低温胁迫并能恢复生长。

3.2 叶绿体中的物质变化

在正常生长情况下这两种藓类植物叶片细胞的叶绿体中，质球体数量较多，但是在低温的胁迫下叶绿体结构受到很大程度的破坏，质球体数量急剧下降甚至消失，在恢复的状态下叶绿体的质球体数量又会上升。我们推测质球体与叶绿体的结构恢复有着密切的关联，可能质球体决定着叶绿体的数量。陈燕等（2003）的研究表明类囊体受到胁迫而降解，降解产物集结成质体球，在受伤较重的植物细胞中出现。实验结果中，两种藓类植物在低温胁迫下的叶绿体基质片层的叠跺度都出现降低的情况，陈燕等人的研究表明胁迫降低植物的光合磷酸化过程，从而使叶绿体基质片层叠跺度降低，继而加剧了膜结构的破坏。

另外，2种藓类植物叶片细胞中的叶绿体在被超低温胁迫之后的恢复阶段都有淀粉粒的出现，这与何涛等（2005）的研究是一致的，叶绿体白天进行光合作用产生淀粉供给线粒体使用或储藏在细胞中，一号冰川地区基本上长年都处在低温的情况下，此时植物的生理代谢较慢，有利于植物细胞中淀粉的积累。淀粉粒能让类囊体处于高糖环境而免于降解，同时在光照不足时，淀粉粒的水解释放能量也有助于抵御低温的环境（何若韫，1995）。周勇辉等（2016）也提出植物淀粉粒增大、增多,是适应低温、低气压、强辐射等多种逆境生态条件胁迫下的反应。我们推测这极可能是苔藓植物为适应寒冷极端环境的自我保护措施，但就本实验结果来看与植物生长的基质条件的关联性不大。

在低温胁迫下，2 种藓类植物叶片细胞中都有类囊体膨大的现象，叶绿体叠跺度都较低，叶绿体的基质片层大部分解体，但有脂滴出现，岩面阴生的刺叶墙藓还有潴泡。类囊体膨大现象在杜军华等（2001）研究高山蚤缀和裸茎金腰叶时也有发现，虽然干旱、盐碱、强辐射等也会迫使植物叶绿体出现类囊体膨大现象，它可能还会引起叶绿体的解体，但那不是正常情况下的，不是长期的，正常的高寒地区的植物膨大的类囊体可以暂时保存来自呼吸作用的 CO_2 和来自光合作用的 O_2，以保证植物能在 CO_2 和 O_2 稀薄的环境中正常生存。一号冰川地区的苔藓也是高海拔地区的高等植物，其叶绿体的类囊体膨大可能也是适应当地 CO_2 和 O_2 低分压环境的特征。吴学明（1997）的研究表明脂滴的出现与活性氧的清除有关，脂滴是低温和高辐射共同作用的结果，且为类囊体降解产物的聚集，周勇辉等（2016）的研究指出长期的低温使高原植物类囊体膨大、膜破裂甚至消失。一号冰川地区常年低温和高辐射等的极端环境下，2 种藓类植物叶片细胞中都有类囊体和脂滴的发现，干旱胁迫和盐胁迫下植物也会出现脂滴以及类囊体肿大的现象（白志英等，2009；刘卫国等，2016），因此我们推测这是其适应生长环境的策略之一。

3.3 线粒体变化

线粒体是细胞的动力工厂，这 2 种藓类植物叶片在-80 ℃超低温胁迫后的恢复阶段，细胞中有大量的线粒体出现，这与陈燕等（2003）的研究结果一致，叶片受低温胁迫后线粒体的增多，可保证胁迫过程能量的供应，来支撑细胞的恢复过程的各个步骤，而叶绿体对超低温胁迫的敏感程度比线粒体更高，在胁迫条件下结构更容易破坏，这和万里强等（2009）的研究一致。

3.4 中央大液泡变化

中央大液泡是一个水溶性体系，是寒冷环境下最容易发生变化的细胞器，易受低温胁迫。本研究发现在超低温的胁迫下，原本细胞的中央大液泡会消失，取代它的是一些小的，弥散状的小液泡，小液泡的数量明显增多。推测这与细胞在寒冷环境下启动自我保护措施息息相关。液泡能通过吞噬、水解细胞质和其他细胞器，提高细胞液浓度，降低冰点，进而防止冰冻损伤（陈旭微等，2005；杨凤仙等，2001）

在新疆天山一号冰川地区生长的这 2 种藓类植物虽然生长基质不同，但在低温胁迫下又具有一些相同的细胞结构特点，如它们在超低温胁迫后没有或者出现轻微的质壁分离的现象，这是植物恢复生活能力的重要条件之一，因此其细胞可以恢复基本的生理功能。部分植物叶片有不同程度的受到了一些损害，细胞中的叶绿体不规则收缩，基质片层解体，线粒体等其他细胞器解体，中央液泡体积大大减小，转变成数量较多的小液泡，这与有些学者研究低温胁迫条件下植物的超微结构出现的变化基本一致（杜军华等，2001；张静和朱为民，2012）。从实验的图片上看，这 2 种藓类植物在超低温胁迫后还能恢复生理功能，反映出藓类植物适应性极端恶劣环境的超强能力。在岩面土生的刺叶墙藓细胞壁 1 100~1 300 nm 比水中土生金黄银藓的叶细胞胞壁 200~700 nm 厚一些，超低温胁迫时刺叶墙藓叶片细胞的内壁呈波状，通过对超微结构的图片观察比较结果推测细胞的恢复能力和各细胞器的抗胁迫能力来看刺叶墙藓也比金黄银藓稍强些，这是否与它们生长的条件有关还有待以后更系统的研究。

参考文献：

AN LZ, LIU YH, FENG GN, et al., 2000. Studies on ecological properties of altifrigetic subnival vegetation at the source area of Urumqi river[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 20(1): 98-105. [安黎哲，刘艳红，冯国宁，等，2000. 乌鲁木齐河源区高寒冰缘植被的生态特征研究[J]. 西北植物学报, 20(1): 98 -105.]

ASADA K, 1999. The water-water cycle in chloroplasts Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. Ann Rev Plant Biol, 50(1): 601-639.

BAI ZY, LI CD, QU P, 2009. Spring of drought stress on wheat in China-Synthetic 6 x substitution is the influence of the blade ultrastructure[J]. J Chin Electron Microsc Soc, 28(1): 68-72. [白志英，李存东，屈平，2009. 干旱胁迫对小麦中国春-Synthetic 6x 代换系叶片超微结构的影响[J]. 电子显微学报, 28(1): 68-72.]

CHEESEMAN JM, 1988. Mechanisms of salinity tolerance in plants[J]. Plant Physiol, 87(3): 547-550.

CHEN QY, WANG H, 2016. Leaf structure of ten species of bryum dill from No.1 glacier of Tianshan Mountains[J]. Bull Bot Res, 36(6):818-826.[陈秋艳，王虹, 2016. 新疆天山一号冰川10种真藓属植物叶片结构的研究[J]. 植物研究, 36(6): 818 -826.]

CHEN XW, YANG L, ZHANG Y, et al., 2005. Effects of low temperature at 10℃ on some antioxid-ant enzyme activities and ultrastructures of hypocotylar cells in mung bean and garden pea[J]. J Plant Physiol Mol Biol, 31 (5): 539 -544. [陈旭微，杨玲，章艺，等, 2005. 10℃低温对绿豆和豌豆幼苗细胞一些抗氧化酶活性和超微结构的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 31(5): 539-544.]

CHEN Y, ZHANG X L, ZENG FH, et al., 2003. Alterations in leaf cellular ultrastructure of two winter-lawn grasses species subjected to high temperature and soil drought stress[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 23(2): 304 -308. [陈燕，郑小林，曾富华，等, 2003. 高温干旱下两种冷季型草坪草叶片细胞超微结构的变化[J]. 西北植物学报, 23(2): 304 -308.]

CRAWFORD S A, WILDENS S, 1996. Uhrastructural aspects of damage to leaves of *Eucalyptus camaldulensis* by the psyllid Cardiaspina retator[J]. Micron, 27(5): 359 -366.

DU JH, WU XM, DIAO ZM, et al., 2001. Karyotype analysis of *Sphallerocarpus gracilis* and *Trifolium pratense* from China[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 21(5): 1031 -1034. [杜军华，吴学明，刁治民，等, 2001. 达坂山蚤缀和裸茎金腰叶绿体超微结构的研究[J]. 西北植物学报, 21(5): 1031-1034.]

WANSON ES, ANDERSON WH, GELLERM JL, 1976. Ultrastructure and Lipid Composition of Mosse [J]. Bryologist, 79(3): 339-349.

FANG QE, ZHANG B, SHI S L, 2015. Development of phytomers produced by root crown shoots in *Medicago sativa*[J]. Acta Pratac Sin,12:146 -154. [方强恩,张勃,师尚礼, 2015. 紫花苜蓿根颈芽发育成枝过程中叶元的发生模式研究[J]. 草业学报, 12: 146 -154.]

HE RY, 1995. Physical plant response to low temperature stress[M]. Beijing: China Agricultural Press:107-14. [何若韫, 1995. 植物低温逆境生理[M]. 北京：中国农业出版社: 107-14.]

HE T, WU XM, ZHANG GN, et al., 2005. Haracteristics of starch grains in chloroplast of five alpine plants[J]. J Wuhan Bot Res, 23(6): 545-548.[何涛，吴学明，张改娜，等, 2005. 几种高山植物叶绿体淀粉粒的变化特征[J]. 武汉植物学研究, 23(6): 545-548.]

LIU WG, DING JX, ZOU J, et al., 2016. Ultrastructural responses of *Syntrichia caninervis* to a gradient of NaCl stress[J]. Acta Ecol Sin, 36(12): 3556-3563. [刘卫国，丁俊祥，邹杰，等, 2016. NaCl 对齿肋赤藓叶肉细胞超微结构的影响[J]. 生态学报, 36(12): 3556-3563.]

LIU JX, WU XM, HE T, et al, 2004. Study of ultrastructure of *Phragmites communis* mesophyll cell under salt stress. [J] Acta Bot Boreal-Occident Sin, 24(6): 1035-1040. [刘吉祥，吴学明，何涛，等, 2004. 盐胁迫下芦苇叶肉细胞超微结构的研究[J]. 西北植物学报, 24(6): 103-1040.]

MICHELE M, CAULE Y, 1992. Cortical ultrastructure of freeze-substituted protonemata of the moss *Funaria hygrometrica*[J]. Protoplasma, (169): 168-178. http://www.wanfangdata.com.cn/details/javascript:void(0)

SU FL, LI HF, CHEN X, et al., 2011. Effect of salt stress on the ultrastructure of reed cell[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 31(11): 2216-2221. [苏芳莉，李海福，陈曦，等，2011. 盐胁迫对芦苇细胞超微结构的影响[J]. 西北植物学报，31(11): 2216-2221.]

WANG H, ABDULLA ABBAS, FAN ZT, et al., 2000. Comparison of structures a mong four Xerophic mosses[J].Acta Bot Yunnan, 22(1): 38-40. [王虹，阿布都拉 阿巴斯，范兆田，等, 2000. 四种旱生藓类植

物的比较结构学观察[J].植物分类与资源学报, 22(1): 38-40.]

WANG H, LU YM, WANG JH, et al., 2014. Anatomy studies of five species of Pottiaceae from Xinjiang[J]. Plant Sci J, 32(1): 8-13. [王虹，逯永满，王剑虹，等, 2014. 新疆 5 种丛藓科植物的解剖学研究[J]. 植物科学学报, 32 (1): 8-13.]

WANG H, JIANG YC, SU J, 2008. Anatomy studies of four mosses in glacier No.1 of Xinjiang[J]. Bull Bot Res, 28(1): 25-29. [王虹，姜彦成，苏俊, 2008. 一号冰川地区四种藓类植物的解剖学研究[J]. 植物研究, 28(1): 25-29.]

WANG H, ABDAN A, 2016. Micromorphological structure of leaf apex of twelve species of bryophytes from the source area of Urumqi River[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(2): 323-331. [王虹,艾菲热 阿布都艾尼, 2016. 乌鲁木齐河源区 12 种藓类植物叶尖的微形态结构[J]. 西北植物学报, 36(2): 323-331.]

WANG H, LU X, CHEN QY, 2017. Leaf micromorphological structure of twelve moss species from the No.1 glacier of the Tianshan Mountains [J]. Plant Sci J, 35(1): 21-29. [王虹，路雄，陈秋艳, 2017. 新疆天山一号冰川地区 12 种藓类植物叶形态结构研究[J]. 植物科学学报, 35(1): 21-29.]

WANG H, AIFEIRE A, ATENGGULI, 2017. Morphological studies on stem of fifteen species of bryophytes from alpine periglacial region[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37(10): 1962-1971. [王虹，艾菲热•阿布都艾尼, 阿腾古丽, 2017. 高寒冰缘区 15 种藓类植物茎的形态结构研究[J]. 西北植物学报, 37(10): 1962-1971.]

WAN LQ, SHI YH, LI XL, et al., 2009. Alterations in leaf cellular ultra-structure of three varieties of *Lolium perenne* subjected to high temperature and soil drought stress[J]. Acta Pratac Sin, 1: 25 -31.[万里强，石永红，李向林，等, 2009. 高温干旱胁迫下三个多年生黑麦草品种叶绿体和线粒体超微结构的变化[J]. 草业学报, 1: 25-31.]

WEI ML, ZHANG YM, 2009. Microscopic and submicroscopic structure of leaf cells of *Syntrichia caninervis* Mitt.in biological soil crusts[J]. J Desert Res, (3): 493 -497.[魏美丽，张元明, 2009. 生物结皮中齿肋赤藓叶片细胞显微与亚显微结构特征[J]. 中国沙漠, (3): 493-497.]

WEN ZB, LZT KULIKU, ZHANG ML, 2016. Effect of soil drought stress on the ultramicro-structures of chloroplasts and mitochondria in three desert plants with different photosynthetic types[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(6): 1155-1162. [闻志彬，莱孜提•库里库，张明理, 2016. 干旱胁迫对 3 种不同光合类型荒漠植物叶绿体和线粒体超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 36(6): 1155-1162.]

WITTENBAEH VA, ACKERSON RC, CIAQUIATA RT, et al., 1980. Changes in photosynthesis ribulose bisphosphate earboxylas, proteolytic activity, and ultrastrueture of soybean leaves during senescence[J]. Crop Sci, 20(2): 225-231.

WU XM, 1997. Ultrastructural study on chloroplasts in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 17(4）: 551-555.[吴学明, 1997. 青藏高原萹蓄、车前叶绿体超微结构研究[J]. 西北植物学报, 17(4): 551-555.]

THOMSON WW, MOELLER CH, 1983. Effects of tween-20, polyoxyethylene sorbitan monolaurate on the ultrastructure and organization of chloroplast membranes[J]. Protoplasma, (114): 173-178.

YAN JQ, 1999. Structure and function of higher plant cell walls[J]. Bull Biol, (1): 7-8.[颜季琼, 1999. 高等植物细胞壁的结构和功能(一)[J]. 生物学通报, (1): 7-8.]

YANG FX, DONG JM, YANG XX, 2001. Variations of the ultrastructure of the leaf cell of cotton under low temperature[J]. J Shanxi Agric Univ (2): 116 -117. [杨凤仙，董俊梅，杨晓霞, 2001. 低温胁迫下棉叶叶绿体、液泡超微结构的变化[J]. 山西农业大学学报, (2): 116-117.]

ZENG J, WU YH, WANG H, et al., 2015. Micromorphological structure of leaf apex of ten species of bryophytes from No.1 glacier Tianshan Mountains[J]. Bull Bot Res, 35(5): 672-678. [曾健，吴玉环，王 虹，等, 2015. 新疆天山一号冰川地区十种藓类植物叶尖的微形态观[J]. 植物研究, 35(5): 672-678.]

ZHANG J, ZHU WM, 2012. Ultrastructural changes of tomato cells under low temperature stress[J]. J Henan

Agric Sci, 41 (2): 108-110. [张静，朱为民, 2012. 低温胁迫下番茄细胞超微结构的变化[J]. 河南农业科学, 41(2): 108-110.]

ZHOU YH, LIU YP, ZHANG XY, et al., 2016. Characteristics of starch grains in chloroplast of three alpine halophytes near the Qinghai Lake[J]. J Biol, 37(6): 73-77. [周勇辉，刘玉萍，张晓宇，等, 2016. 青海湖畔 3 种高原盐生植物叶绿体淀粉粒的变化特征[J]. 生物学杂志, 37(6): 73-77.]